Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	43	22	Brux. 30.6.1967

LA RECLASSIFICATION DES CATEGORIES TAXONOMIQUES SUPERIEURES DES CERAPHRONOIDEA (HYMENOPTERA)

PAR

Lubomir MASNER (Prague) et Paul DESSART (Bruxelles)

Lors de sa création par L. MASNER (1956), la superfamille des *Ceraphronoidea* ne comprenait que l'unique famille des *Ceraphronidae*. Ce groupe, assez uniforme quoique très distinct morphologiquement, a été subdivisé par de nombreux auteurs soit en sous-familles, soit en tribus. L'allure de la nervation alaire a été employée comme critère principal et cette classification a été largement admise jusqu'il y a peu. Certes, les différences dans la nervation sont très apparentes : cependant, elles cachent une subtile convergence dans l'évolution du groupe (voir fig. 40). Nous allons tenter de la prouver, en employant des caractères moins apparents mais néanmoins extrêmement importants pour la systématique des catégories supérieures des *Ceraphronoidea*. Dans ce problème, le « genre-clé » est *Lagynodes* FÖRSTER, 1840, qui a été longtemps mal classé (P. DESSART, 1966).

HISTORIQUE.

1807.

L. JURINE crée le genre *Ceraphron;* il en connaît certainement diverses espèces, car il précise que de nombreuses femelles sont aptères; toutefois, il n'en décrit explicitement aucune, se bornant à figurer *Ceraphron cornutus,* ultérieurement passé à la famille des *Scelionidae,* et *Ceraphron sulcatus,* lequel est devenu l'espèce-type du genre-type du groupe qui nous intéresse ici mais dont l'holotype est malheureusement détruit (Dr Cl. BÉSUCHET, *in litt.*).

1809.

P. A. LATREILLE range le genre *Ceraphron* JURINE (partim) dans la famille des *Proctotrupii*, à côté des genres *Sparasion* LATREILLE (= *Ceraphron* JURINE, partim), *Anteon* JURINE, *Diapria* LATREILLE, *Belyta* JURINE, *Proctotrupes* LATREILLE, *Helorus* LATREILLE, *Dryinus* LATREILLE et *Bethylus* LATREILLE.

1825.

P. A. LATREILLE range le genre *Ceraphron* JURINE dans la « tribu » des *Oxyuri*, l'ancienne « famille » des *Proctotrupii*.

1833.

A. H. HALIDAY définit pour la première fois un taxon supragénérique — les *Ceraphrontes (Hym. Oxyuri)* — qui correspond à notre conception actuelle des *Ceraphronoidea* et qui regroupe les trois genres alors existants : *Ceraphron* JURINE, 1807, *Megaspilus* WESTWOOD, 1829, et *Microps* HALIDAY, 1833 (nom préoccupé, ultérieurement remplacé par *Lagynodes* FÖRSTER, 1840).

1834.

La systématique de Christ. Godofr. NEES ab ESENBECK marque un certain recul par rapport à celle de ses prédécesseurs. Les Proctotrupides, dans le sens large du terme, sont en effet scindés et répartis entre deux groupes : les *Codrini* et les *Pteromalini Ambulatorii*. Les *Codrini* réunissent les genres *Diapria* LATREILLE, *Belyta* JURINE, *Codrus* JURINE, *Polyplanus* NEES, *Cinetus* JURINE, *Euphorus* NEES et *Helorus* LATREILLE. Les *Pteromalini* sont divisés en deux « tribus » et la seconde est elle-même divisée en deux « stirps ». La première tribu et la première stirps de la seconde tribu correspondent aux Chalcidiens; quant à la seconde stirps *(Ambulatorii)*, elle réunit divers genres (*Eucharis* LATREILLE, *Heterolepis* NEES, *Anteon* JURINE, *Spalangia* LATREILLE et le reste des Proctotrupides : *Sparasion* LATREILLE, *Scelio* LATREILLE, *Platygaster* LATREILLE, *Teleas* LATREILLE, *Calliceras* NEES, *Prosacantha* NEES et *Ceraphron* « JURINE ». Cependant, C. G. NEES interprête erronément le genre *Ceraphron* : si l'on compare la figure de *Ceraphron sulcatus* JURINE, 1807, à ses diagnoses génériques, cette espèce doit être rangée parmi les *Calliceras* NEES, quant au genre *Ceraphron* sensu NEES, avec son gros stigma, il correspondrait plutôt, en se limitant à la littérature publiée à l'époque, au genre *Megaspilus* WESTWOOD, 1829; cependant, l'espèce-type de ce dernier genre ayant un éperon bifide à l'arrière du mésosoma, les espèces mutiques de *Ceraphron* sensu NEES ont été rangées ultérieurement parmi les genres *Conostigmus* DAHLBOM, 1858, et *Atritomellus* KIEFFER, 1914. En particulier, ce que C. G. NEES décrit comme « *Ceraphron sulcatus* JUR. » (p. 277) ne peut en aucun cas correspondre à l'insecte figuré par

L. JURINE; quant à l'espèce que C. G. NEES décrit plus loin (p. 281) comme *Calliceras sulcata* et qu'il présente implicitement comme nouvelle, J.-J. KIEFFER (1914) l'a considérée comme le vrai *Ceraphron sulcatus* JURINE, 1807, mais en fait, vu la structure du flagellum, la chose nous paraît extrêmement douteuse.

1839.

A. H. HALIDAY établit la famille des *Ceraphronidae*, caractérisée par la présence de 2 éperons aux tibias antérieurs.

1840.

J. O. WESTWOOD réunit, dans la sous-famille *Ceraphrontides* des *Proctotrupidae*, les quatre genres suivants : *Megaspilus* WESTWOOD (= *Calliceras* NEES, partim, = *Ceraphron* in CURTIS, partim), *Microps* HALIDAY (= *Ceraphron* in CURTIS, partim), *Calliceras* NEES (= *Ceraphron* in CURTIS, partim) et *Ceraphron* JURINE. Si ce dernier genre correspond bien à l'idée que s'en faisait L. JURINE (du moins pour sa deuxième section, celle comprenant *Ceraphron sulcatus* JURINE), *Calliceras* ne correspond pas du tout à la conception qu'en avait C. G. NEES, puisque le genre, pour J. O. WESTWOOD, serait caractérisé, entre autres, par un grand stigma.

1856.

A. FÖRSTER sépare les « groupes » *Chalcidiae* et *Proctotrupii* et divise ces derniers en plusieurs familles, dont les *Ceraphronoidae* (caractérisés par leurs tibias antérieurs bi-éperonnés); il y énumère cinq genres : *Lagynodes* FÖRSTER (= *Microps* HALIDAY), *Ceraphron* JURINE (= *Calliceras* NEES, = *Hadroceras* FÖRSTER), *Trichosteresis* FÖRSTER, *Megaspilus* WESTWOOD (= *Ceraphron* sensu NEES) et *Lygocerus* FÖRSTER (= *Dendrocerus* RATZEBURG). Il ne subdivise toutefois pas la famille en catégories inférieures.

1858.

Parmi la série des publications de C. G. THOMSON, on trouve les *Ceraphronini* comme troisième « groupe » entre la « II. Tribus. *Belytini* » et la « IV. Tribus *Diapriini* ». Il subdivise ce « groupe » — en fait, cette tribu — en deux sections, la première ayant les antennes de 11 articles dans les deux sexes et l'abdomen courtement pétiolé (*Habropelte* THOMSON, *Thliboneura* THOMSON, *Ceraphron* JURINE [!], *Megaspilus* WESTWOOD, *Dichogmus* THOMSON et *Microps* HALIDAY); dans la deuxième section, les mâles ont les antennes de 11 articles, les femelles de 10 articles, l'abdomen est subsessile et le stigma est linéaire (*Calliceras* NEES, *Aphanogmus* THOMSON).

1893.

W. H. ASHMEAD reprend pratiquement les subdivisions de C. G. THOMSON mais il est le premier à leur donner un statut nomenclatural en les baptisant, tout en y ajoutant quelques genres récemment décrits ou nouveaux : la sous-famille des *Ceraphroninae (Hym. Proctotrypidae)* est divisée en deux tribus : les *Megaspilini (Habropelte* THOMSON, *Trichosteresis* FÖRSTER, *Lygocerus* FÖRSTER, *Megaspilus* WESTWOOD, *Dichogmus* THOMSON, *Eumegaspilus* ASHMEAD, *Lagynodes* FÖRSTER et *Atritomus* FÖRSTER) et les *Ceraphronini* (*Ceraphron* JURINE, *Aphanogmus* THOMSON et *Neoceraphron* ASHMEAD). Les *Megaspilini* correspondent à la section 1 de C. G. THOMSON; W. H. ASHMEAD précise que les représentants ailés de cette tribu ont un gros stigma, caractère que n'avait pas explicité C. G. THOMSON, qui n'avait parlé que du stigma linéaire de sa section 2; W. H. ASHMEAD, croyant à tort les mâles de *Lagynodes* aptères comme les femelles et ne pouvant se baser que sur le nombre d'articles de leurs antennes (11 dans les deux sexes) range le genre parmi les *Megaspilini.*

1898.

C. G. DE DALLA TORRE ne retient pas de subdivisions parmi la sous-famille des *Ceraphrontinae.*

1903.

W. H. ASHMEAD élève d'un rang toutes les unités taxonomiques supra-génériques des Proctotrupides; en particulier, il retient la famille des *Ceraphronidae* et les sous-familles des *Ceraphroninae* et des *Megaspilinae.*

1907.

J.-J. KIEFFER considère le groupe comme une sous-famille *(Ceraphroninae)* mais ne reconnaît pas les coupures de W. H. ASHMEAD : en effet, le mâle de *Lagynodes* FÖRSTER, qui en réalité n'est pas aptère mais possède un stigma linéaire, devrait être rangé parmi les *Ceraphronini,* tandis que la femelle aptère, à cause de ses antennes de 11 articles, devrait être classée parmi les *Megaspilini.*

1909.

J.-J. KIEFFER considère le groupe comme une famille *(Ceraphronidae)* mais persiste à refuser les subdivisions proposées par W. H. ASHMEAD (1893).

1914.

J.-J. KIEFFER publie sans commentaire (juillet 1914) le nouveau nom *Calliceratidae (= Ceraphronidae)*, puis, quelques mois plus tard (octobre 1914), le justifie en énumérant la synonymie du genre *Calliceras* NEES; mais surtout, il adopte enfin les subdivisions proposées par W. H. ASHMEAD, en les modifiant légèrement pour inclure le genre *Lagynodes* FÖRSTER parmi les *Calliceratinae (= Ceraphroninae)*; il a déjà été fait remarquer (P. DESSART, 1966 : 34, 36) qu'une modification inverse aurait tout aussi bien pu être adoptée et que J.-J. KIEFFER n'a pas justifié son choix, ni même mentionné l'alternative.

1946.

La Commission internationale de Nomenclature rétablit le genre *Ceraphron* JURINE, 1807 (avec *Ceraphron sulcatus* JURINE, 1807 pour espèce-type) et la famille des *Ceraphronidae* est par conséquent ressuscitée au détriment des *Calliceratidae;* ces considérations n'ont pas de portée quant à la systématique interne du taxon, mais sont suffisamment importantes pour être brièvement mentionnées dans cet historique. Certains auteurs persistent à employer les noms *Calliceras, Calliceratidae* et *Calliceratinae;* d'autres emploient le nom de famille *Ceraphrontidae*, qui remonte à A. G. DAHLBOM, 1858.

1956.

L. MASNER établit la superfamille des *Ceraphronoidea* pour la seule famille des *Ceraphronidae*.

1962.

B. B. RODENDORF, sans commentaire, élève les *Megaspilini* ASHMEAD, 1893, au rang de famille *(Megaspilidae)*; on peut se demander pourquoi, dans cet ouvrage de Paléontologie, il ne mentionne aucunement les *Ceraphronini* dont on connait également des espèces fossiles dans l'ambre.

1965.

L. MASNER replace sans commentaire le genre *Lagynodes* FÖRSTER parmi les *Megaspilinae*.

1966.

P. DESSART justifie le transfert précité et énumère rapidement les caractères morphologiques permettant de séparer les *Ceraphroninae* et les *Megaspilinae*.

MORPHOLOGIE.

Matériel et méthode.

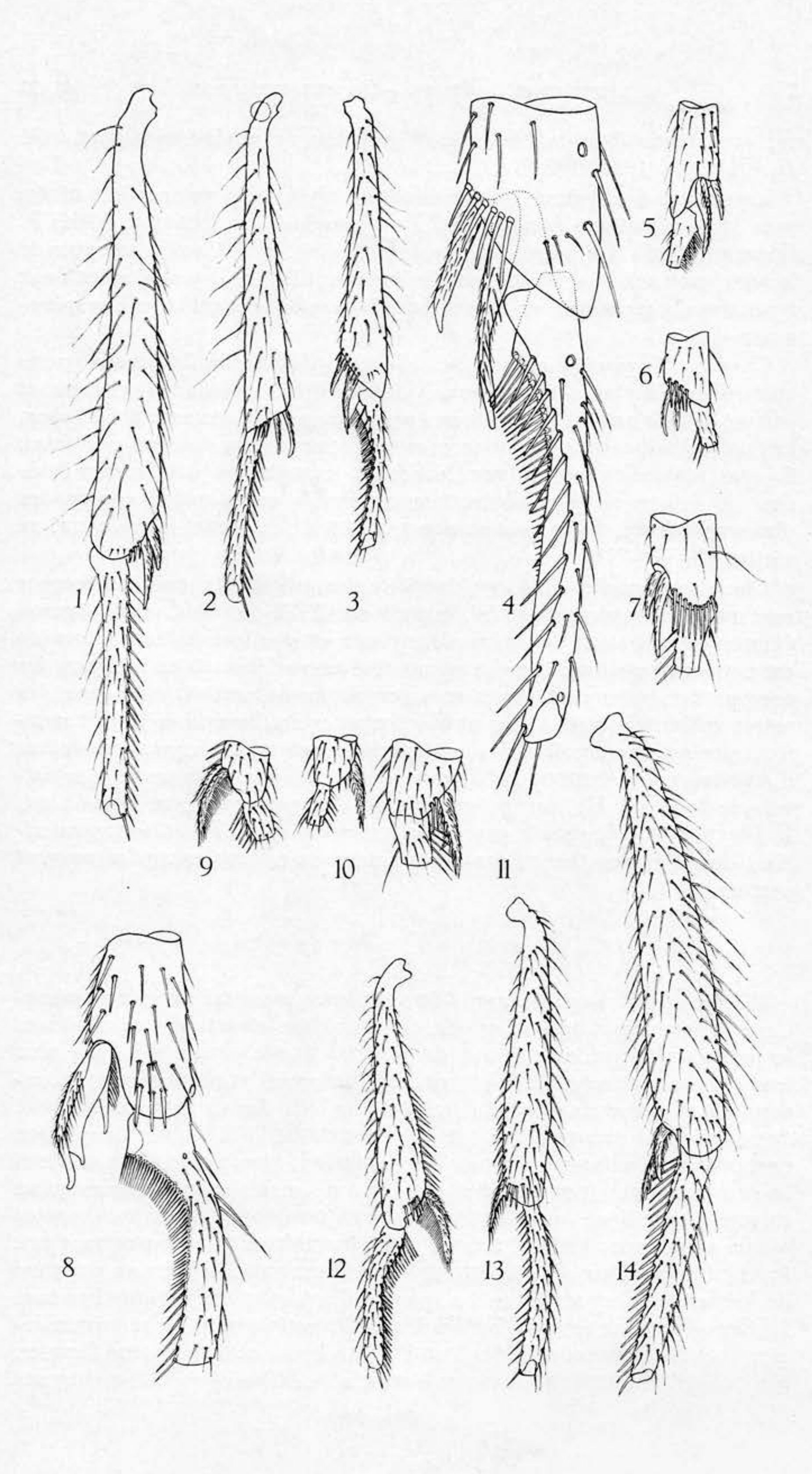
Les dissections sont basées sur des spécimens des deux sexes de plusieurs espèces tant de Ceraphronides que de Mégaspilides; les métasomas ont été examinés à sec ou après ébullition dans une solution aqueuse de KOH à 10 % ou 40 % et disséqués sous une loupe binoculaire (× 80 à × 216); les pattes ont été détachées de spécimens secs et examinées (telles quelles ou après passage dans le KOH) en préparations microscopiques (baume du Canada ou gélatine glycérinée), au moyen d'un microscope binoculaire (× 400). La nervation obsolète des ailes disparaissant lors de montage classique, elle a été observée soit en plaçant les ailes détachées, à sec, au fond de la cuvette d'une lame creuse (permettant le lutage sans que le lut envahisse par capillarité tout le couvre-objet) ou en les déposant sur une fine couche de gélatine glycérinée solidifiée sur un porte-objet (cette méthode ne fait pas disparaître les nervures obsolètes tant qu'on n'applique pas de couvre-objet; mais le montage définitif efface toute trace de ces plis). Les dessins originaux ont été réalisés soit au moyen d'un réticule (quadrillage) avec une loupe binoculaire ou un microscope, soit par projection au moyen d'un microscope inversé donnant, par contournage, les grandes lignes de l'objet, les détails étant ajoutés par observation directe sous fort grossissement au microscope binoculaire.

Formule des éperons tibiaux

Ce caractère est d'importance fondamentale, tant pour la diagnose de la superfamille que pour les interrelations à l'intérieur des *Ceraphronoidea*. Dès 1839, A. H. HALIDAY s'appuyait sur l'existence de deux éperons aux tibias antérieurs pour caractériser le groupe. On comprendra toute l'importance phylogénétique de ce caractère si l'on se souvient qu'il est unique parmi les Apocrites dont tous les autres groupes, pour autant qu'on le sache, n'ont qu'un seul éperon aux tibias antérieurs (souvent fortement modifié) (O.W. RICHARDS, 1956 b : 35, 61). La présence de deux éperons

---

Figures 1-14. — Eperons tibiaux des *Ceraphronoidea*. 1 : *Megaspilus validicornis* (THOMSON). Tibia et métatarse postérieurs, face externe. 2 : Idem, tibia et métatarse médians. 3 : Idem, tibia et métatarse antérieurs. 4 : Idem (partim) à plus fort grossissement. 5 : Idem, tibia et métatarse antérieurs (partim), face interne. 6 : Idem, tibia et métatarse médians (partim) 7 : Idem, tibia et métatarse postérieurs (partim). 8 : *Megaspilus dux* (CURTIS), tibia et métatarse antérieurs (partim) face interne. 9 : *Ceraphron sp.*, tibia et métatarse antérieurs (partim), face interne. 10 : Idem, tibia et métatarse médians (partim). 11 : Idem, tibia et métatarse postérieurs (partim). 12 : Idem, tibia et métatarse antérieurs, face externe. 13 : Idem, tibia et métatarse médians. 14 : Idem, tibia et métatarse postérieurs.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

sur ces mêmes tibias fait des *Ceraphronoidea* un groupe nettement isolé (L. MASNER, 1956, 1964).

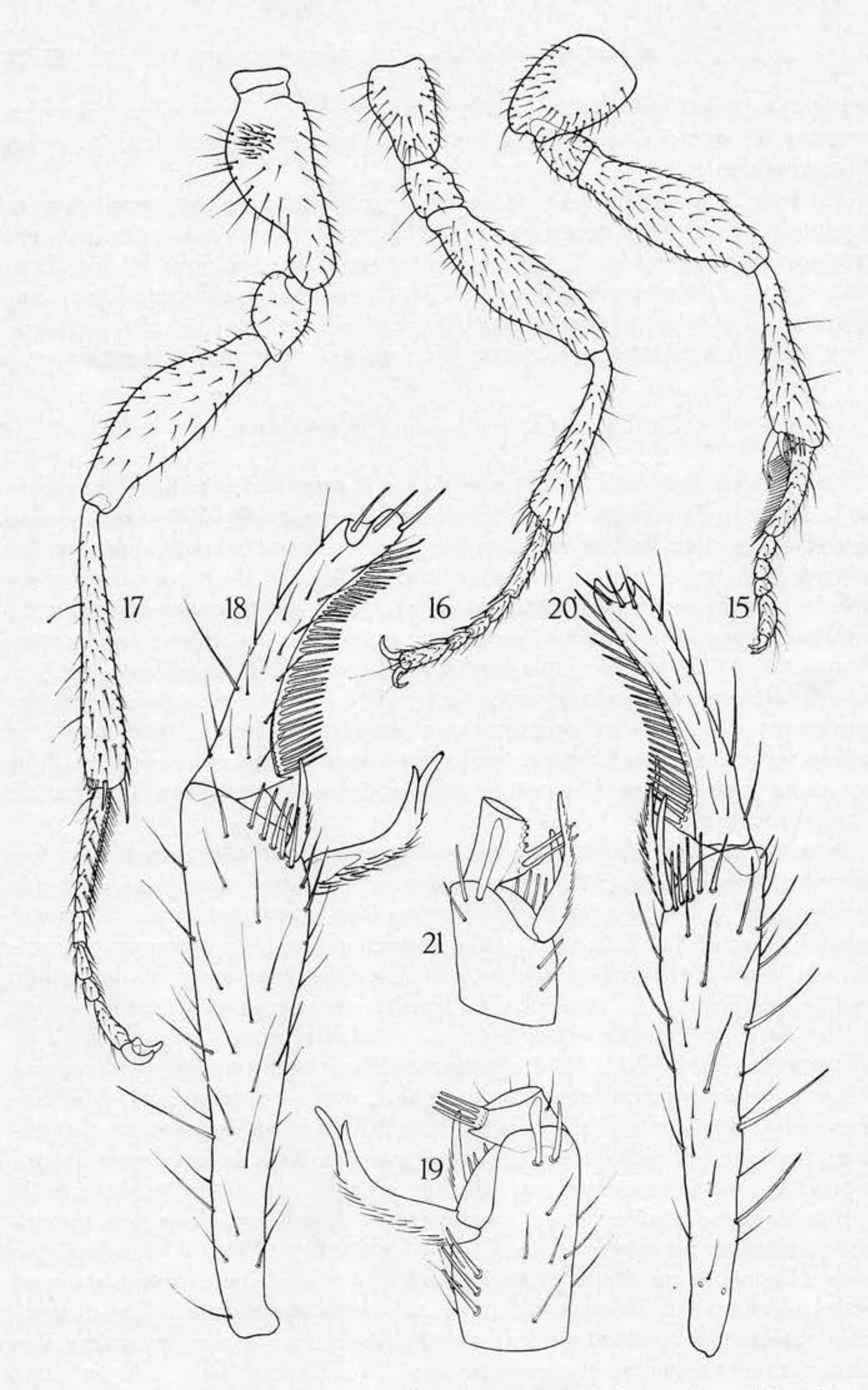
L'ensemble des éperons tibiaux, d'autre part, fournit un excellent critère pour la systématique interne des *Ceraphronoidea* (L. MASNER, 1964; P. DESSART, 1966). Ce dernier auteur a clarifié quelques données erronées de la littérature sur la morphologie des éperons tibiaux. Il y a en effet deux types dans la superfamille : le type des *Megaspilidae* et celui des *Ceraphronidae*.

Chez les *Megaspilidae*, (fig. 1-8, 15-21) la formule est 2.2.2.; aux pattes antérieures, le plus grand éperon (l'interne) est fourchu apicalement et pectiné, le plus petit (l'externe) est également pectiné, mais simple à l'apex. Les pattes médianes et postérieures ont également deux éperons aux tibias; ils sont toujours simples (non fourchus), pectinés ou non; lorsqu'ils le sont, le peigne est généralement moins visible qu'au grand éperon des tibias antérieurs. Chez *Lagynodes* FÖRSTER, c'est cette formule qui se vérifie (fig. 15-21).

Chez les *Ceraphronidae*, au contraire des précédents, tous les éperons sont nettement pectinés et la formule est 2.1.2. Le plus grand éperon (l'interne également) des tibias antérieurs n'est pas fourchu et le plus petit est nettement pectiné; il n'y a qu'un seul éperon aux tibias médians; les éperons des tibias postérieurs sont parfois moins pectinés que ceux des autres pattes. En général, les grandes espèces de *Ceraphron* JURINE montrent une pectination des éperons plus forte que celles des petites espèces d'*Aphanogmus* THOMSON ou *Synarsis* FÖRSTER, particulièrement aux pattes postérieures. Un cas intéressant de convergence a été signalé par L. MASNER (1957) chez le genre *Iphitrachelus (Hym. Proct. Platygasteridae)* dont l'unique éperon des tibias antérieurs est également longuement pectiné.

L'organe de Waterston

Il semble qu'il s'agisse aussi d'un important caractère pour la systématique interne des *Ceraphronoidea*. La singulière structure réticulée dans la partie antérieure et médiane du sixième tergite abdominal (voir plus loin pour la numérotation des tergites abdominaux) et partiellement recouverte par l'arrière du cinquième tergite (fig. 30) des *Ceraphronidae* a été décrite pour la première fois par J. WATERSTON (1923) pour une espèce particulière (*Calliceras dictynna* WATERSTON), sans que le texte révèle si l'auteur soupçonnait ou non qu'il pût s'agir de quelque chose de plus qu'un caractère spécifique ou générique; n'ayant pu déceler d'autres stigmates que la paire propodéale, il pensait pouvoir attribuer à cette structure une fonction respiratoire. A. A. OGLOBIN (1944) proposa l'expression « organe de Waterston » et révéla qu'il s'agissait d'un caractère présent chez tous les *Ceraphronidae* (« sous-famille des *Calliceratinae* », selon sa terminologie) et, contrairement à J. WATERSTON, attribua à cet organe une fonction glandulaire. P. DESSART a figuré l'organe de Waterston de nombreuses



Figures 15-21. — Eperons tibiaux des *Ceraphronoidea*. 15 : *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN). Patte antérieure, face externe, ♀. 16 : Idem, patte médiane. 17 : Idem, patte postérieure. 18 : Idem, tibia et métatarse antérieurs, face externe. 19 : Idem, tibia et métatarse antérieurs (partim), face interne. 20 : Idem, tibia et métatarse antérieurs, face externe, ♂. 21 : Idem, tibia et métatarse antérieurs (partim), face interne. (Toutes les figures d'après P. DESSART, 1966).

espèces et a fait remarquer (1963, 1966) qu'il est absent chez toutes les espèces du genre *Lagynodes* FÖRSTER, ce qui est aussi le cas pour les *Megaspilidae*.

En fait, la fonction réelle de l'organe de Waterston est complètement inconnue; ce dernier n'en est pas moins important pour l'étude des affinités taxonomiques parmi les *Ceraphronoidea*, en particulier pour la classification correcte du genre *Lagynodes* FÖRSTER parmi les *Megaspilidae*. Son absence dans toute la famille des *Megaspilidae* tendrait à infirmer l'opinion de J. WATERSTON sur l'éventuelle fonction respiratoire de cet organe.

La structure du métasoma

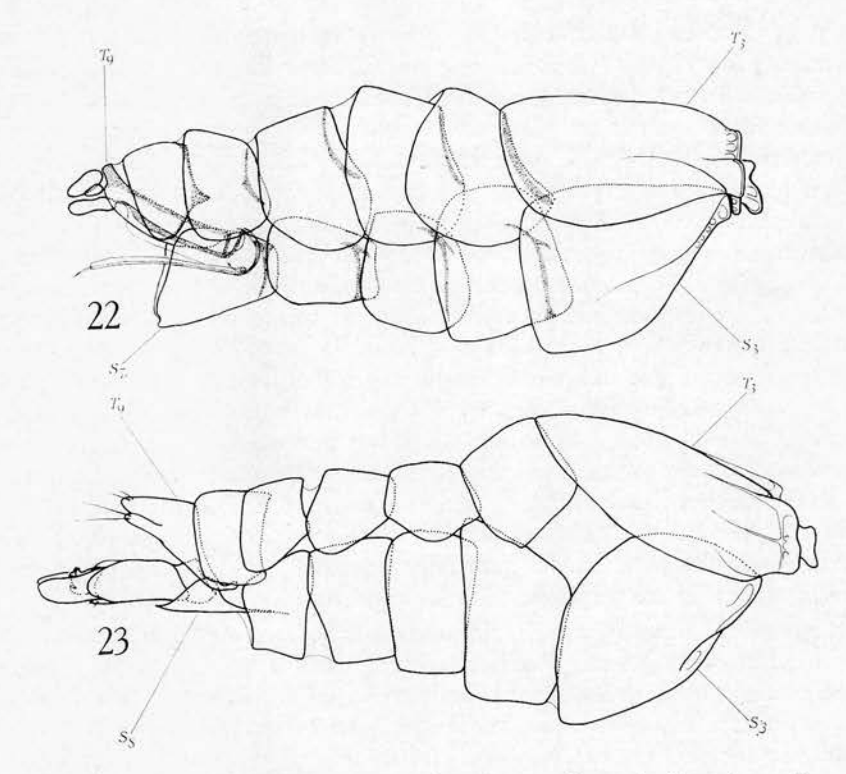
Le type d'articulation du métasoma avec le propodeum et la morphologie de la base du métasoma se révèlent d'importance primordiale pour l'étude des affinités chez les *Ceraphronoidea*. Nous avons découvert que tous les genres de *Megaspilidae* (sensu ASHMEAD, 1893, 1903, c'est-à-dire y compris le genre *Lagynodes* FÖRSTER) présentent une structure commune du métasoma qui diffère notablement de celle des *Ceraphronidae* (sensu ASHMEAD, 1893, 1903, c'est-à-dire à l'exclusion de *Lagynodes*). Il n'y a pas de différences fondamentales à l'intérieur de chaque famille; autrement dit, tous les représentants de chaque famille présentent la même structure du métasoma : nous présumons donc qu'il s'agit là d'un caractère ayant valeur de critère différentiel entre les deux familles de *Ceraphronoidea*.

Avant tout, il est essentiel de bien préciser la terminologie employée. On sait que chez les Apocrites, le second et le troisième tagmes ne sont pas homologues du thorax et de l'abdomen des autres insectes, le tagme médian étant en fait formé de quatre segments : les trois segments thoraciques et le premier segment abdominal. Une différence aussi fondamentale justifie pleinement la création et l'emploi de termes particuliers — au moins dans les études spécialisées —, évitant toute équivoque. C. D. MICHENER (1944 : 167, 184) a proposé deux termes simples : mésosoma (thorax + propodeum) et métasoma (abdomen — propodeum). Malheureusement, ils n'ont eu ni le succès, ni la diffusion qu'ils méritent. Cependant, les auteurs, voulant éviter toute confusion dans la numérotation des segments post-thoraciques, ont souvent employé un autre terme pour le dernier tagme : gaster. Hélas, pour certains, le gaster correspond exactement au terme métasoma, (e.a. O. W. RICHARDS, 1956 b : 39) alors que pour d'autres, il ne désigne que la portion de l'abdomen faisant suite au pétiole (lequel est composé, selon les cas, de la portion antérieur du premier segment métasomatique, de l'entièreté de ce segment ou même des deux premiers segments métasomatiques). Nous avons donc le choix, pour le dernier tagme entre deux termes : gaster et métasoma; le premier est assez largement utilisé, mais il peut prêter à confusion lorsqu'un pétiole existe; d'autre part, ceux qui l'emploient le font parce qu'ils jugent que le mot « abdomen » est inadéquat pour le troisième tagme; mais ce qui est

vrai pour ce tagme l'est tout autant pour le second tagme, pour lequel le seul nom proposé est mésosoma : le parallélisme entre cet unique terme disponible et le mot métasoma nous engage à retenir ce dernier mot pour le troisième tagme, car il ne prête pas à confusion, contrairement au terme gaster, dont la signification reste vague. O. W. RICHARDS (1956 b) a proposé d'adopter ce mot pour tout ce qui suit le propodeum, qu'il y ait ou non un pétiole. Nous hésitons à le suivre : dans la présente note, nous emploierons le terme pour la partie élargie du métasoma qui fait suite au pétiole : de la sorte, nous disposons d'un terme pratique pour les descriptions et qui correspond bien au sens premier du terme, tel qu'il fut introduit pour la morphologie des *Formicoidea*. Selon la terminologie ici employée, nous dirons donc que l'abdomen des *Ceraphronoidea* comprend trois parties : le propodeum (réuni aux trois segments thoraciques en un mésosoma) et le métasoma, ce dernier divisé en un pétiole et un gaster. On prendra donc note qu'un même segment peut, selon les circonstances, porter divers numéros; par exemple, le sixième segment abdominal (celui qui porte l'organe de WATERSTON, comme on l'a vu) est aussi le cinquième segment métasomatique ou le quatrième segment gastral. Ceci étant précisé, passons à la morphologie du métasoma des *Ceraphronoidea*.

La première chose à faire est de numéroter les segments; la méthode la plus logique nous paraît d'admettre que l'abdomen, dans cette superfamille, comprend un nombre normal de segments, à savoir dix, comme chez les autres Hyménoptères, en tenant compte du fait, cependant, que le dixième segment est susceptible d'être très réduit ou soudé au neuvième. Cette hypothèse de départ ne serait à rejeter que si elle aboutissait à des résultats manifestement erronés pour d'autres raisons, ce qui n'est pas le cas. D'autre part, en général, l'abdomen des femelles ne possède que 7 sternites, celui des mâles, 8. Si l'on part de ces valeurs et que l'on compte les segments à rebours, on conclut que le « grand segment » métasomatique doit être considéré comme le troisième segment abdominal (fig. 22 et 23). Le propodeum constituant le 1er tergite abdominal, il faut admettre entre lui et le grand segment, un segment abdominal n° 2. Nous allons nous efforcer d'en préciser les limites.

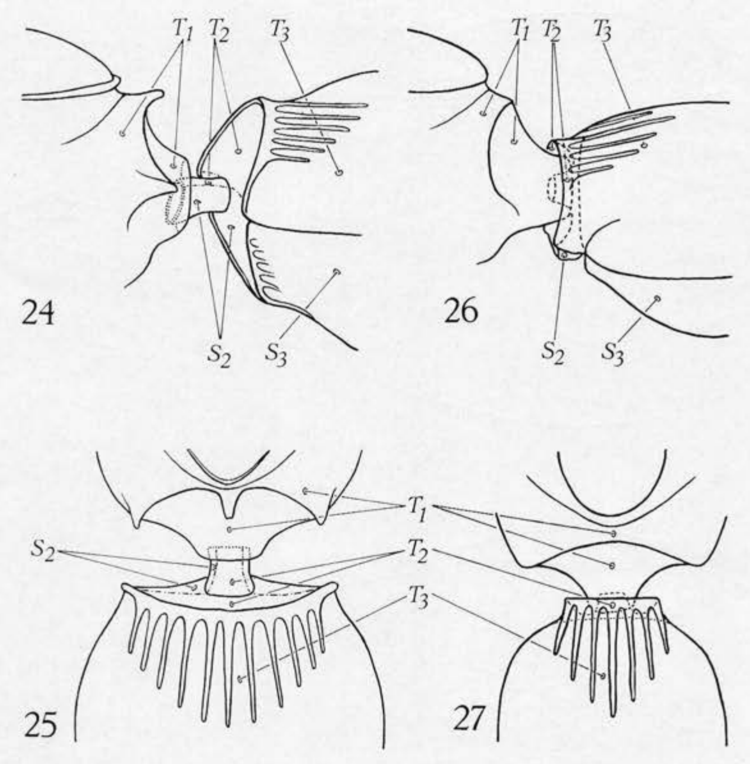
Le cas le plus simple est celui des *Ceraphronidae* (fig. 24, 25, 28-30 et 35). Dans cette famille, le grand tergite est limité antérieurement, de façon assez générale, par un rebord transversal d'où rayonne un éventail de carènes plus ou moins allongées; rarement (chez certains *Aphanogmus*, par exemple), ce rebord fait défaut. Le grand sternite, d'autre part, a la forme générale d'une « carène » de bateau (carène ne signifiant donc p a s , ici, saillie allongée) : à l'avant, cette carène se termine par un rebord épaissi (ou « carène », dans le second sens) en forme de V, d'où se détachent quelques carènes longitudinales (fig. 35). La partie élargie du métasoma (le gaster, selon la définition précisée plus haut) est limitée à l'avant par une « face antérieure » comprise entre le rebord antérieur du grand tergite et la carène antérieure en V du grand sternite (fig. 24, 25 et 35); vers le milieu de cette face antérieure, se détache un petit nodule,



Figures 22 et 23. — Métasomas artificiellement dilatés de *Ceraphronoidea*. 22 : *Trichosteresis sp.*, ♀. 23 : *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN), ♂. (Pour les abréviations, voir à la fin de la note).

court, subglobuleux, constituant un pétiole. Lorsque l'on dissèque la portion antérieure du métasoma, on constate que la face antérieure et le pétiole se séparent aisément en deux, suivant une ligne transversale (fig. 24, 25 et 35) : la partie supérieure est comprise entre le rebord antérieur du grand tergite (tergite abdominal 3) et englobe une petite portion (dorsale) du pétiole; la partie inférieure est comprise entre la carène en V du grand sternite (sternite abdominal 3) et englobe la majorité (ventrale) du pétiole. Nous pensons pouvoir considérer ces deux parties comme constituant respectivement le 2me tergite abdominal et le 2me sternite abdominal; la soudure de ce 2me segment abdominal avec le 3me est complète : lors des dissections, les éventuelles séparations à la périphérie de la face antérieure se font toujours par déchirures irrégulières. On notera encore qu'en général, vu sa légère inclinaison vers l'arrière, la face antérieure est partiellement visible en vue dorsale, de même que le pétiole et d'autre part, que l'arrière du mésosoma est assez courtement tronqué (fig. 24 et 25).

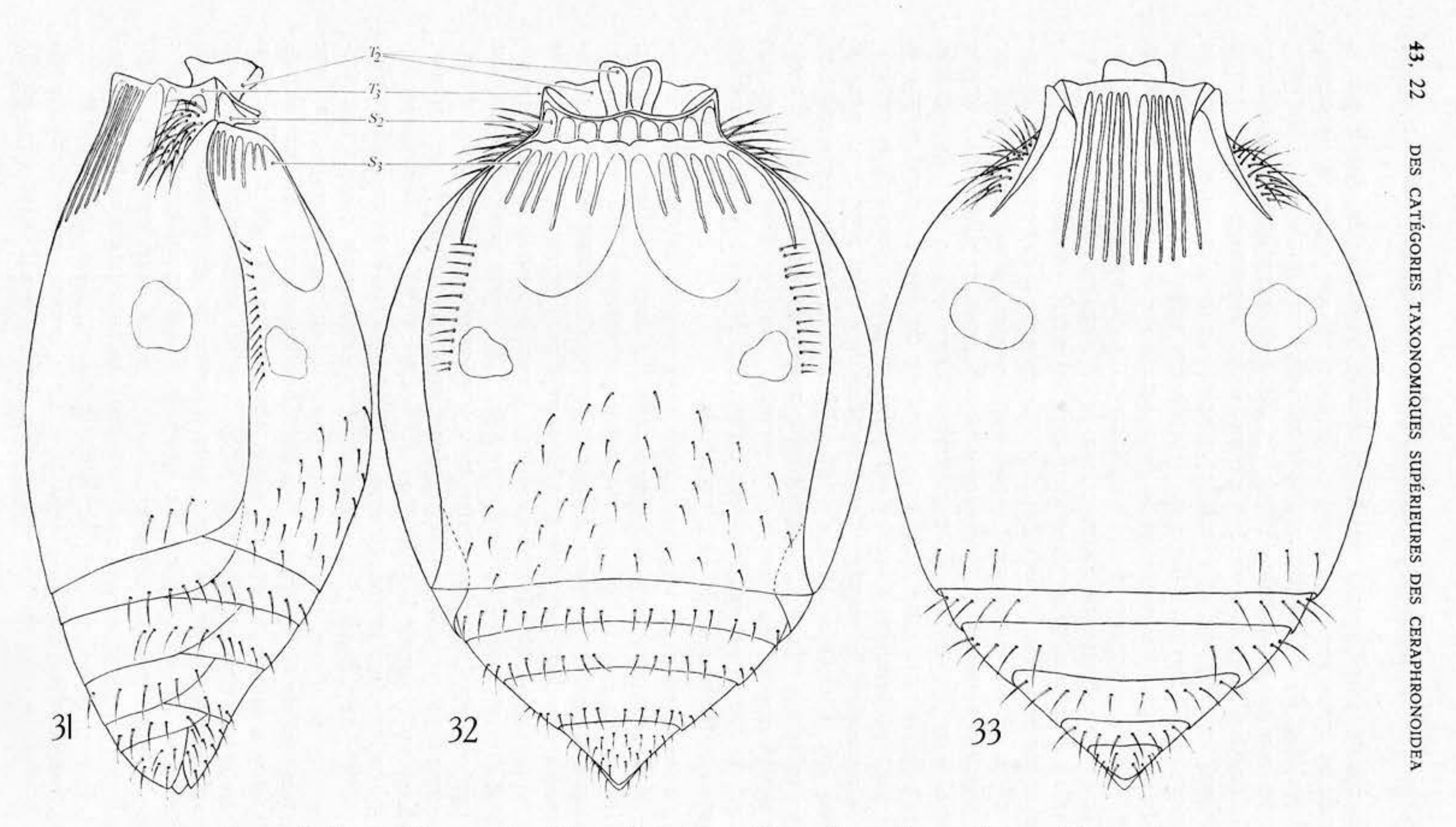
Le métasoma des *Megaspilidae* présente d'importantes différences par rapport au schéma précédent. Il est généralement plus déprimé (comp. fig. 34 et 35); mais surtout, le grand tergite n'est pas seulement un grand sclérite dorsal : à l'avant, il s'étrécit en une sorte de « col » qui forme ven-



Figures 24-27. — Structure schématique de la base de l'abdomen des *Ceraphronidea*. 24 : *Ceraphronidae* théorique, profil gauche. 25 : Idem, face dorsale. 26 : *Megaspilidae* théorique, profil gauche. 27 : Idem, face dorsale. (Pour les abréviations, voir à la fin de la note).

tralement un anneau complet; dorsalement, ce col est parcouru de carènes longitudinales (fig. 26, 27, 31, 33, 34, 36, 38), latéralement, le col se prolonge par deux étroites bandes qui se rencontrent médialement à la face ventrale et font donc un court anneau complet, également caréné (fig. 26, 32). En arrière de cet anneau et s'en détachant facilement et très nettement lors des dissections, se trouve le grand sternite, lui aussi cannelé à la base. En d'autres mots, le 3me sternite abdominal s'étend moins loin vers l'avant que le 3me tergite, puisqu'il est précédé d'un anneau complet dont la portion dorsale au moins appartient très nettement au 3me tergite. Le métasoma des *Megaspilidae* est également, comme celui des *Ceraphronidae*, limité à l'avant par une « face antérieure »; mais celle-ci n'est pas visible sans détacher le métasoma du mésosoma, car elle est située quelque peu en retrait à l'intérieur du col, de l'anneau antérieur (fig. 26, 27, 34, 36, 37); en outre, elle n'entre pas en contact avec le grand sternite, dont elle est séparée par la portion ventrale du col. Vers le milieu de cette face antérieure, se détache le pétiole; ce dernier n'est pas visible, en général, sans séparation du mésosoma et du métasoma : en effet, sa base est cachée

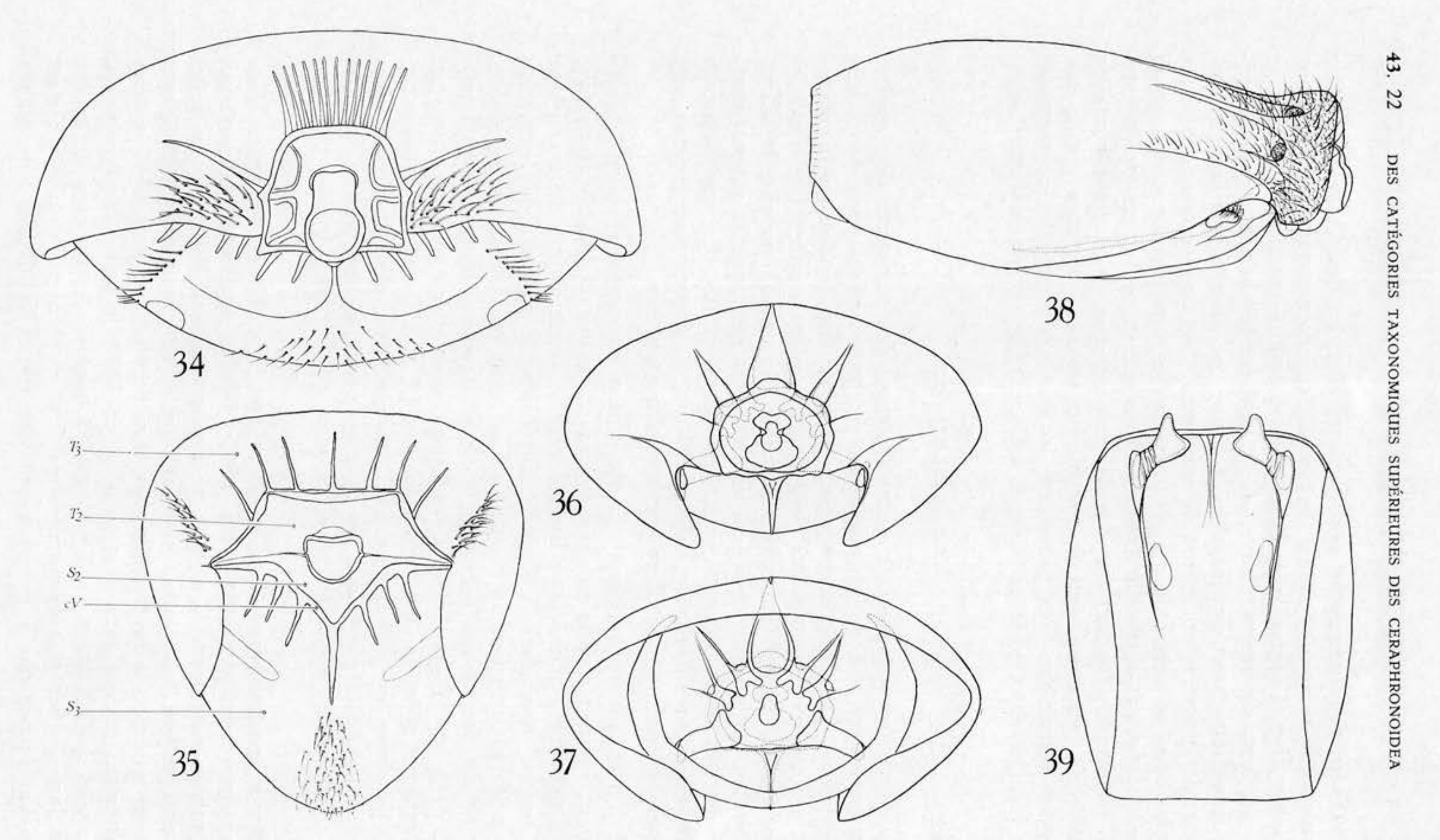
Figures 28-30. — Métasoma d'un *Ceraphronidae* : *Ceraphron sp.* ♀. 28 : Profil droit. 29 : Face ventrale. 30 : Face dorsale.



Figures 31-33. — Métasoma d'un *Megaspilidae Megaspilinae : Megaspilus validicornis* (THOMSON).
31 : Profil droit. 32 : Face ventrale. 33 : Face dorsale.

par le col du grand tergite qui le surplombe et sa portion distale par le propodeum qui, chez cette famille, s'avance en une sorte de processus tubulaire (fig. 26 et 27). L'interprétation morphologique correcte de cette structure soulève de grandes difficultés. On peut, sans hésiter, considérer que la portion supérieure de la face antérieure appartient au 2me tergite abdominal : mais jusqu'où s'étend exactement ce dernier, où se situe avec précision le 2me sternite ? Lorsque l'on dissèque ces pièces, on n'obtient pas de fragmentation nette de la face antérieure, et cela nous porte à croire qu'elle appartient entièrement, y compris tout le pétiole, au 2me tergite. Dans ce cas, le 2me sternite, qui n'aurait aucune connexion avec le pétiole, serait peut-être la moitié ventrale de l'anneau, du col antérieur; c'est l'hypothèse qui a été retenue à la figure 26. Cependant, elle n'est pas entièrement satisfaisante : ce col serait ainsi formé par deux sclérites appartenant à des segments abdominaux différents : tergite 3 dorsalement et sternite 2 ventralement, alors que la portion ventrale apparaît tellement comme deux bras détachés du dos du grand tergite et se soudant médialement à la face ventrale (un peu comme cela se produit pour le pronotum de certains Hyménoptères, qui peut former un anneau complet, cfr. RICHARDS, 1956 a : 100, 102). Si l'on rejette cette solution et que l'on admet que tout le col antérieur appartient au 3me tergite, il reste deux autres possibilités pour le 2me sternite : ou bien il a complètement disparu, ou bien il est extrêmement réduit et il faudrait le chercher dans la portion inférieure de la face antérieure.

Si l'interprétation de la morphologie reste encore partiellement incertaine, les différences morphologiques entre les deux familles, par contre, sont très nettes et justifient parfaitement la séparation de ces deux taxa. La morphologie du métasoma du genre *Lagynodes* FÖRSTER le fait rattacher sans aucun doute possible aux *Megaspilidae;* l'anneau ou col antérieur y est typique (fig. 36-38) dans les deux sexes; la portion dorsale, comme il a déjà été fait noter (P. DESSART, 1966 : 32) n'est parcourue que par trois carènes longitudinales, toutes trois étroites et effilées chez les mâles, la médiane étant très élargie chez les femelles. Entre la base de ces carènes, J.-J. KIEFFER a signalé 2 (1906) ou 4 fossettes (1907) : elles correspondent à une structure interne à laquelle P. DESSART a brièvement fait allusion (1966 : 32). En fait, ce qui apparaît extérieurement comme une simple fossette circulaire s'étend, en profondeur, en un processus tubulaire légèrement bifide à l'extrémité aveugle. Chez *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN), il y a quatre de ces processus chez la femelle, six chez le mâle; nous en avons observé également chez d'autres espèces du genre mais, disposant de moins de matériel, nous n'avons pu les étudier en détail. D'autre part, il faut signaler une structure originale du grand sternite : extérieurement, on peut observer, dans la moitié antérieure de celui-ci, deux lignes sombres, correspondant à deux carènes latérales longitudinales; à l'avant de celles-ci et sur leurs flancs externes, on distingue une petite fossette (fig. 38); à la dissection, cette fossette se révèle être l'orifice d'un processus tubulaire dirigé obliquement vers l'avant (fig. 36, 37



Figures 34-39. — Métasoma des *Ceraphronoidea*. 34 : *Megaspilus validicornis* (THOMSON), vue frontale. 35 : *Ceraphron sp.*, vue frontale. 36 : *Megaspilidae Lagynodinae : Lagynodes pallidus* (BOHEMAN), ♀, pétiole, face antérieure et grand segment, vue frontale. 37 : Idem, vue interne, de l'arrière. 38 : Idem, profil droit. 39 : Idem, grand sternite, face interne.

et 39); les deux processus sont présents chez les deux sexes de toutes les espèces que nous avons eu l'occasion d'observer quoique de dimension variable; chez *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN), ils sont particulièrement grands. Sans dissection, on peut facilement vérifier la présence des carènes longitudinales et des fossettes. Lorsque l'on observe par l'arrière l'intérieur de la portion antérieure du métasoma d'un *Lagynodes*, on constate que les deux processus du grand sternite et les 4 ou 6 processus du grand tergite rayonnent autour de l'axe du métasoma, un peu en arrière du foramen du pétiole (fig. 37). Le rôle de ces processus est inconnu; peut-être sont-ils en connexion avec le système musculaire, peut-être ont-ils une fonction sensorielle. Les prétendues « fossettes » tergales et sternales (en fait, les entrées de ces tubes) sont en effet riches en petites soies.

Les antennes.

Les antennes présentent incontestablement des caractères de première importance pour la classification des catégories supérieures dans cette superfamille. La différence essentielle entre les deux familles qui la composent est que les *Megaspilidae* possèdent un même nombre fixe d'articles antennaires dans les deux sexes (à savoir, 11), tandis que chez les *Ceraphronidae*, les femelles possèdent un article de moins que les mâles (généralement 10 et 11 respectivement, parfois 9 et 10). En particulier, le genre *Lagynodes* FÖRSTER, avec ses 11 articles dans les deux sexes, voit à nouveau confirmée sa place parmi les *Megaspilidae*.

Il y a cependant quelques cas qui posent un problème, pour lesquels nous en sommes réduits aux conjectures. C'est tout d'abord l'énigmatique « † *Lygocerus* (?) *dubitatus* BRUES, 1937 », décrit d'après un exemplaire de l'ambre crétacique du Canada. Cette femelle présente une nervation alaire de type mégaspilide (voir plus loin) mais les antennes ne possèdent que 10 articles, ce qui constitue la seule exception connue jusqu'à présent chez les *Megaspilidae*. Le mâle est évidemment inconnu; on peut logiquement présumer qu'il possédait soit 10, soit 11 articles antennaires, mais la chose est malheureusement incontrôlable; dans le premier cas, la règle d'égalité numérique du nombre d'articles antennaires dans les deux sexes serait respectée, la valeur de ce nombre seule faisant exception à la règle.

Il y a ensuite, parmi les *Ceraphronidae*, le problème du genre *Neoceraphron* ASHMEAD, 1893. En 1887, W. H. ASHMEAD décrivait un *Ceraphron macroneurus* d'après un seul exemplaire mâle. Par la suite, il s'aperçut que ce mâle ne possédait que 10 articles antennaires; il crut pouvoir lui associer une femelle chez laquelle il ne comptait que 9 articles antennaires et créa, pour cette espèce, en 1893, le genre *Neoceraphron*. Plus tard, J.-J. KIEFFER (1907) décrivit *Ceraphron conjunctus* ♀, espèce chez laquelle les articles antennaires 3 et 4 seraient fusionnés : c'est sans doute parce que la fusion restait visible que J.-J. KIEFFER ne rangea

pas cette espèce à 9 articles antennaires parmi le genre *Neoceraphron*. Par contre G. VON SZELÉNYI (1938) décrivit deux espèces de *Neoceraphron*, d'après des femelles, ayant nettement 9 articles antennaires seulement; le fait que l'une d'entre elles (*Neoceraphron neglectus* SZELÉNYI) soit connue de Hongrie (G. VON SZELÉNYI, 1938) et de Finlande (W. HELLÉN, 1966) montre qu'il ne peut s'agir de cas individuels tératologiques. Par la suite, il y eut encore *Neoceraphron megacephala* RISBEC, 1958, femelle erronément classée dans ce genre puisque possédant 10 articles antennaires (P. DESSART, 1962). Jusqu'ici, il n'y aurait aucun problème : mais l'un de nous (L. MASNER) a eu l'occasion de constater que si le type mâle de *Neoceraphron macroneurus* ASHMEAD a bien un faciès de *Ceraphron* et des antennes de 10 articles seulement, la femelle allotypique qui lui a été associée par W. H. ASHMEAD ne peut en aucun cas être conspécifique, ni même congénérique : elle possède un nombre d'articles antennaires normal, 10 (et non 9) et son faciès engage à la classer parmi les *Aphanogmus*. Or, les espèces européennes décrites par G. VON SZELÉNYI, quoique ayant 9 articles antennaires, ont également un faciès d'*Aphanogmus*. On en arrive ainsi à la très curieuse situation suivante : les espèces correspondant à la définition originale du genre *Neoceraphron* (erronément basée sur les deux sexes) ne sont en fait connues que par un sexe : *Neoceraphron macroneurus* (ASHMEAD, 1887) est un mâle à 10 articles antennaires, à aspect de *Ceraphron* et l'on ne sait si sa véritable femelle possède 9 ou 10 articles antennaires; les deux espèces européennes (« *Neoceraphron* » *neglectus* SZELÉNYI, 1938, « *Neoceraphron* » *clavatellus* SZELÉNYI, 1938) sont des femelles à 9 articles antennaires, à aspect d'*Aphanogmus*, et l'on ignore si leurs mâles ont des antennes filiformes ou dentées, de 9, 10 ou 11 articles. La règle énoncée plus haut, concernant le nombre d'articles antennaires des *Ceraphronidae*, reste donc à vérifier dans les cas précités.

Les ocelles.

Nous considérons la présence ou l'absence d'ocelles comme un caractère phylogénétique important chez les *Megaspilidae*. Dans l'ancienne sous-famille *Megaspilinae* (sensu KIEFFER, 1914, et Auct., non ASHMEAD) les ocelles sont toujours présents, chez les deux sexes de toutes les espèces, y compris les espèces microptères ou réputées aptères; c'est en particulier le cas du curieux genre *Ecnomothorax* DESSART & MASNER, 1965, que l'extrême réduction du mésothorax fait superficiellement ressembler, par un phénomène de convergence, au genre *Lagynodes* FÖRSTER.

Or, chez ce genre *Lagynodes* FÖRSTER et chez les genres voisins, si les mâles possèdent des ocelles normaux, les femelles en sont totalement dépourvues. G. VON SZELÉNYI (1936) et P. DESSART (1966) qui ont examiné un très grand nombre d'exemplaire de *Lagynodes* spp., précisent qu'ils n'ont jamais observé d'ocelles chez les femelles; P. DESSART (1966 :

20) rapporte l'existence, chez certains grands spécimens de *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN) femelles, de petites fossettes situées sur le vertex, dans l'aire ocellaire, mais dépourvues de toute trace d'ocelles; ce serait ces fossettes que J.-J. KIEFFER aurait prises pour des ocelles chez *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN) var. *vulgaris* KIEFFER, 1914.

Quant aux deux espèces tertiaires (Oligocène) de l'ambre de la Baltique, *Lagynodes primordialis* BRUES et *Lagynodes electriphilus* BRUES, C. T. BRUES (1940) ne signale pas explicitement l'absence des ocelles chez les femelles, mais comme la figure de *Lagynodes primordialis* n'en montre pas, on peut admettre que la disparition des ocelles était déjà un fait acquis en cette époque lointaine.

Si les caractères précédemment étudiés portaient à rattacher le genre *Lagynodes* FÖRSTER et les genres voisins aux *Megaspilidae*, l'absence des ocelles chez les femelles empêche de les mettre sur un pied d'égalité avec les autres *Megaspilidae*.

La nervation alaire.

L'allure générale de la nervation alaire est assez caractéristique pour l'ensemble de la superfamille (p. ex. fig. 43 et 49). On peut y voir quelque analogie avec certains groupes de la superfamille des *Bethyloidea*, bien que les affinités entre ces deux groupes soient plutôt vagues. La nervation du genre *Aphelopus* DALMAN, 1823 *(Bethyloidea, Dryinidae)* (fig. 41) et celle des *Megaspilinae* (sensu Auct., non ASHMEAD) (fig. 42-44) ont en commun un gros ptérostigma prolongé par une nervure radiale arquée incomplète; chez *Aphelopus*, il y a en outre une nervure costale et une nervure sous-costale, parallèles mais distinctes, tandis que chez les *Megaspilinae*, ces deux nervures sont confondues en une seule nervure costale. Le reste de la nervation est obsolète.

Dans le passé, on a attribué une importance primordiale à la nervation alaire pour la classification des *Ceraphronoidea* : l'aspect du ptérostigma a été retenu comme critère principal entre les deux sous-groupes : gros et typique pour les *Megaspilinae* sensu Auct. non ASHMEAD (fig. 43, 44), « linéaire », réduit à une nervure marginale (postmarginale pour la courte fraction dépassant l'insertion de la radiale) chez les *Ceraphroninae* sensu Auct. non ASHMEAD (fig. 47 et 49). L'importance de ce caractère, très manifeste, très net, aisé à saisir, a conduit à ranger le genre *Lagynodes* FÖRSTER parmi les *Ceraphroninae*, malgré la difficulté résultant des 11 articles antennaires des femelles. D'autres caractères importants étudiés (morphologie du métasoma, absence de l'organe de Waterston, formule des éperons tibiaux) incitent à croire que c'était là une erreur; les variations de la nervation alaire apparaissent dès lors moins fondamentales et l'on est amené à conclure que c'est par un phénomène de convergence, à partir de lignées distinctes, que l'aile des *Lagynodes*, véritables Megaspilidae, a été portée à ressembler à celle des *Ceraphronidae*. Nous

pouvons présumer qu'il y a eu deux moments critiques dans l'évolution des *Ceraphronoidea* (fig. 40) : le groupe se serait d'abord scindé en deux lignées, correspondant aux deux familles *Megaspilidae* et *Ceraphronidae* et différant par la structure du métasoma, les éperons tibiaux, la nervation alaire, l'organe de Waterston, etc. Par la suite, les *Megaspilidae* se seraient scindés à leur tour : de la branche principale ayant donné la majorité des espèces (sous-famille des *Megaspilinae*), un rameau latéral se serait détaché, dont les représentants actuels peuvent être regroupés dans la sous-famille des *Lagynodinae*, subfam. nov. Les femelles y sont notablement modifiées (ptérothorax très réduit, en rapport avec le microptérisme fort poussé, ocelles nuls. ...) et chez les formes ailées (la majorité des mâles), le ptérostigma s'est progressivement

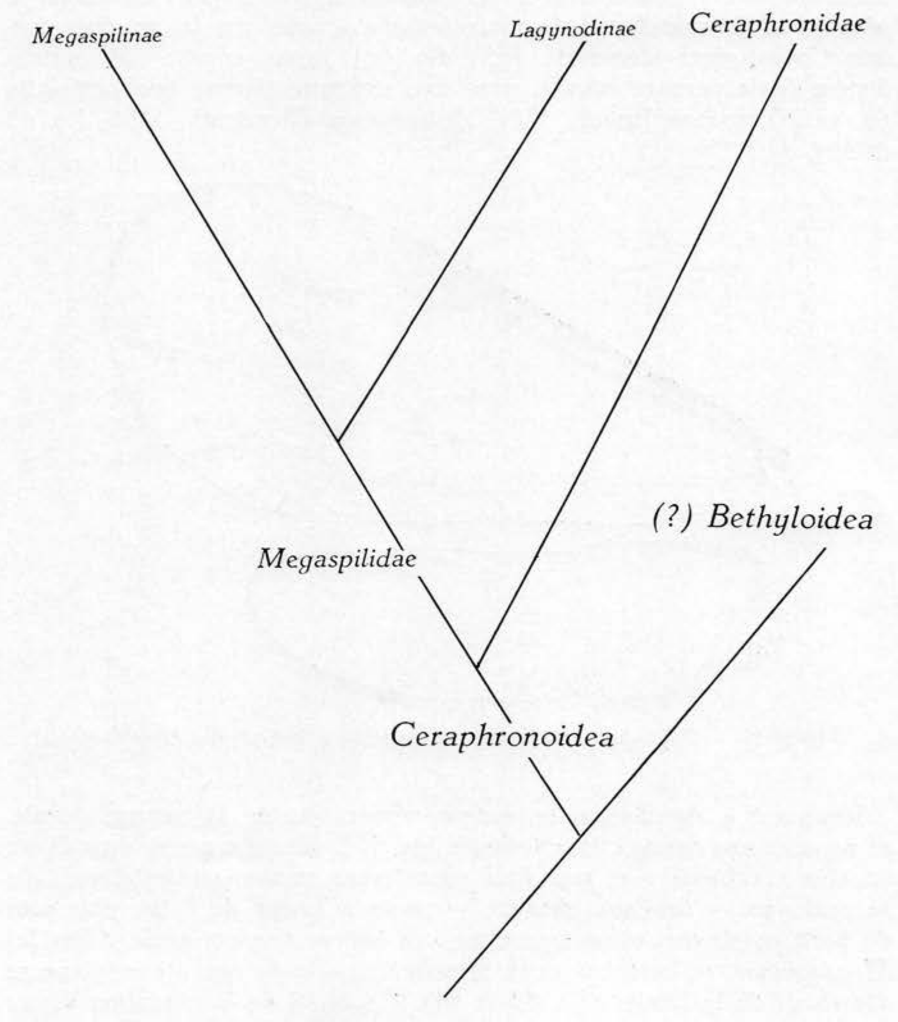


Figure 40. — Phylogénie hypothétique des *Ceraphronoidea*.

aminci jusqu'à devenir linéaire comme chez les *Ceraphronidae* (fig. 47). Cette hypothèse est étayée par l'existence, chez les mâles des espèces de *Lagynodes* fossiles décrites par C. T. BRUES (1940) et citées plus haut, d'un ptérostigma plus gros, c'est-à-dire moins réduit que chez les formes actuelles (fig. 46).

Cependant, l'étude de la nervation obsolète des groupes concernés ici se révèle très instructive. Chez le Dryinide *Aphelopus* DALMAN, 1823, déjà mentionné, la nervation obsolète reproduit fidèlement la nervation normalement plus développée dans le groupe (fig. 41). On notera en particulier le renflement de l'extrémité distale de la nervure sous-costale, avec un petit éperon, correspondant à l'extrémité de la nervure basale, obsolète par ailleurs. Après que se soit réalisée, chez les *Ceraphronoidea*, la soudure de la costale et de la sous-costale, le renflement sus-mentionné persiste tantôt sous forme d'un « préstigma » assez net (p. ex. chez certain *Conostigmus* DAHLBOM, 1858, fig. 43), tantôt comme une portion distale de la nervure costale, avec une structure interne non alvéolaire (p. ex. *Ceraphron* JURINE, 1807, *Aphanogmus* THOMSON, 1858, fig. 49 et 50).

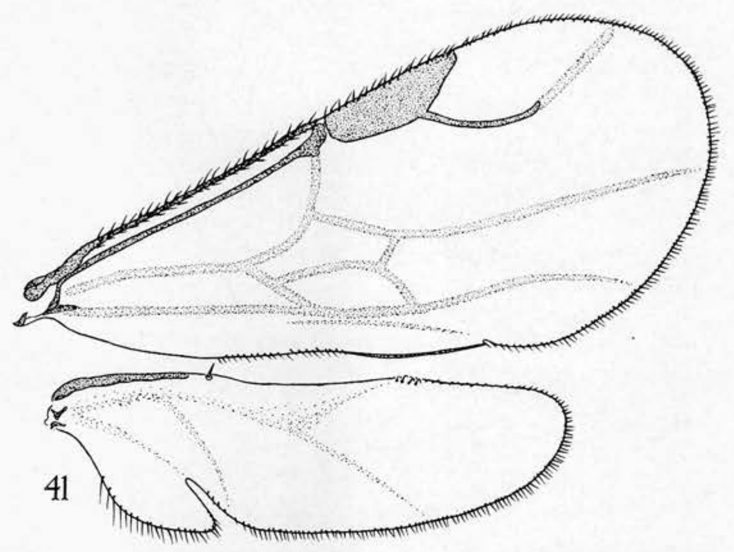
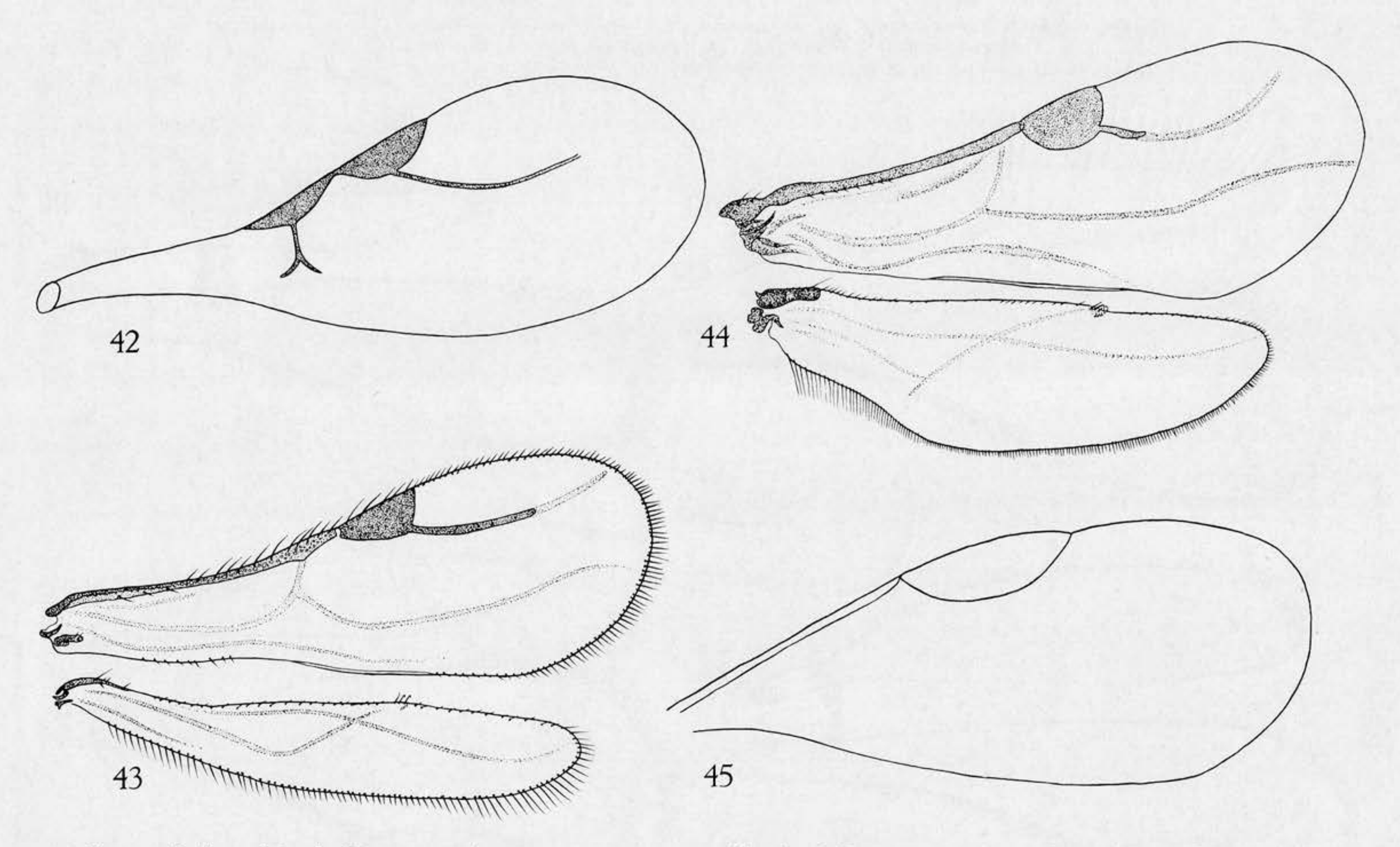
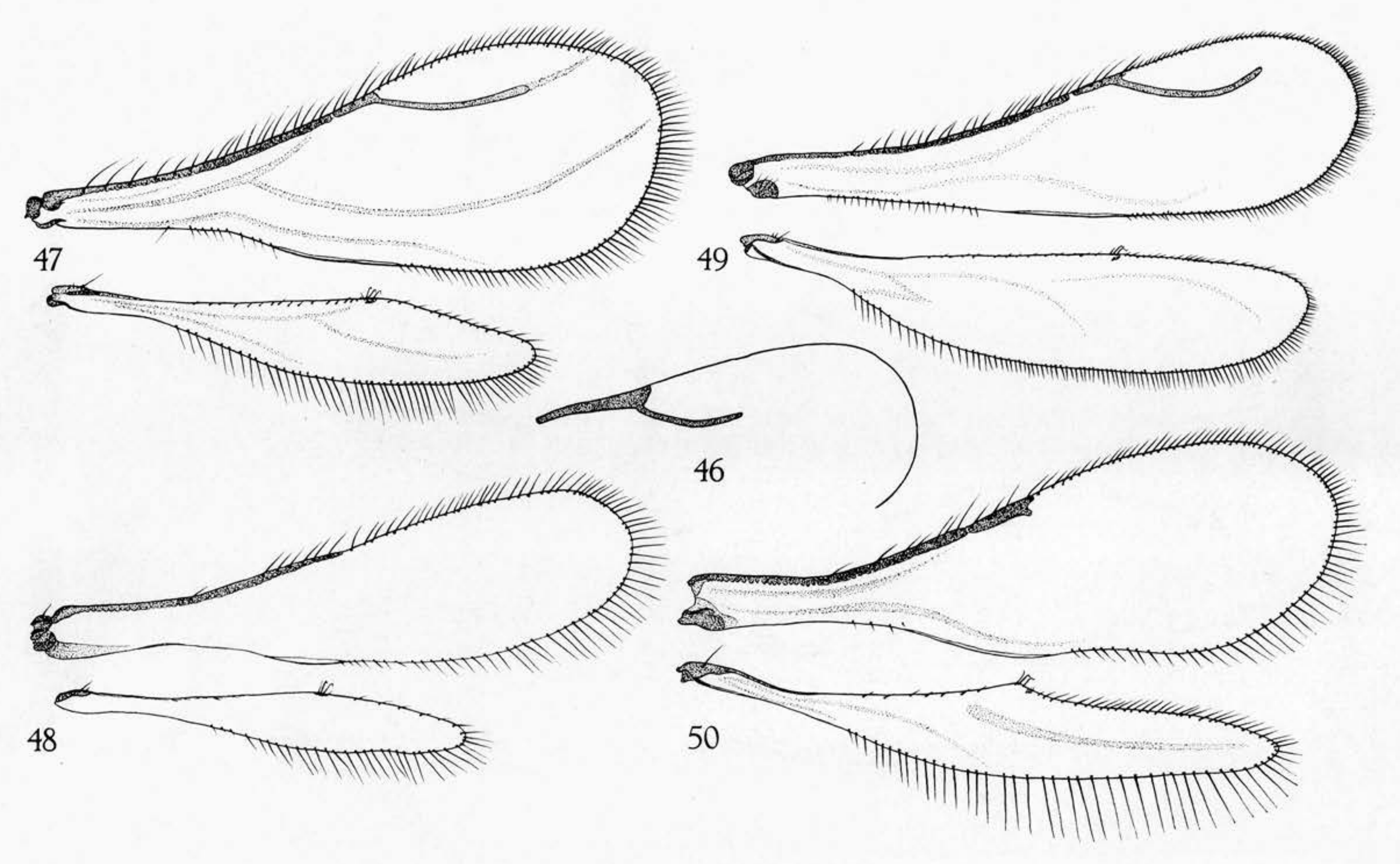


Figure 41. — Ailes droites d'*Aphelopus sp. (Hym. Bethyloidea Dryinidae).*

Revenant à *Aphelopus,* on notera encore que de la nervure basale, se détache une nervure longitudinale que J.-J. KIEFFER aurait sans doute appelée « cubitale » et que nous considérons comme une médiane; elle se prolonge — toujours obsolète — jusqu'à l'apex de l'aile; plus près du bord postérieur, court également une longue nervure anale. Chez les *Megaspilinae,* on retrouve cette nervure anale et la nervure médiane se détachant de la basale (fig. 43 et 44). Ce détail de la nervation devait même être particulièrement visible chez l'espèce fossile † *Conostigmus*



Figures 42-45. — Ailes de *Megaspilinae* (nervation obsolète en pointillé). 42 : † *Conostigmus succinalis* BRUES (d'après BRUES, 1940). 43 : *Conostigmus sp.* 44 : *Trichosteresis sp.* 45 : † *Allocotydus bruesi* MUESEBECK (d'après MUESEBECK, 1963).



Figures 46-48. — Ailes de *Lagynodinae*. 46 : *Lagynodes electriphilus* BRUES (d'après BRUES, 1940).
47 : *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN). 48 : *Holophleps brevigena* KOZLOV.
Figures 49 et 50. — Ailes de *Ceraphronidae*. 49 : *Ceraphron sp.* 50 : *Aphanogmus microneurus* KIEFFER.

succinalis BRUES, 1940 (1) (fig. 42). On retrouve également ces deux nervures chez *Lagynodes* FÖRSTER (fig. 47), alors que chez les *Ceraphronidae*, toute trace de la nervure médiane a disparu (fig. 49 et 50). Ainsi, si l'on prend en considération l'entièreté de la nervation, la ressemblance entre la nervation des *Ceraphronidae* et des *Megaspilidae Lagynodinae* devient moins marquée qu'il n'apparaît à première vue.

La nervation « typique » qui vient d'être discutée est d'ailleurs sujette à certaines modifications de détail, en particulier, une réduction plus ou moins marquée de la nervure radiale, observable aussi bien chez des représentants des *Megaspilinae* et des *Lagynodinae* que des *Ceraphronidae*. Chez les *Megaspilinae*, la radiale devient plus courte que le ptérostigma chez *Trichosteresis* FÖRSTER (sensu stricto, HELLÉN 1966, non KIEFFER 1907; = *Habropelte* THOMSON, 1858) et disparaît complètement chez un fossile de l'ambre crétacé de l'Alaska, † *Allocotydus bruesi* MUESEBECK, 1963 (fig. 45). Chez les *Lagynodinae*, la radiale se raccourcit notablement chez certains *Lagynodes*, tel *Lagynodes acuticornis* KIEFFER, 1906) (cfr P. DESSART, 1966, fig. 40-42) et disparaît complètement chez *Holophleps brevigena* KOZLOV, 1966 (2), où la nervation se réduit à la nervure costale, le stigma linéaire lui-même étant fortement régressé. Chez les *Ceraphronidae*, enfin, la radiale est assez courte chez bon nombre d'*Aphanogmus* THOMSON, 1858, et même réduite à un bref moignon chez *Aphanogmus microneurus* KIEFFER, 1907 (fig. 50) (3).

TAXONOMIE.

Superfamille CERAPHRONOIDEA MASNER, 1956.

Ceraphronoidea : MASNER, 1956, Acta faun. ent. Mus. nat. Pragae, 1 : 100; MASNER, 1957, Nachricht. Bayer. Ent., 6 : 81, 83.

D i a g n o s e :

Antennes coudées, insérées un peu au-dessus du clypeus, de 9, 10 ou 11 articles, le scape nettement le plus long de tous. Pronotum s'étendant latéralement jusqu'au tegulae. Mesoscutum avec un sillon transverse postérieur et deux lobes postérieurs (« axillae »), la suture scuto-scutellaire (« frein ») non droite, en forme d'accent circonflexe (chez *Ecitonetes* BRUES, 1902, pas de sutures visibles; chez les femelles aptères des

(1) C. T. BRUES décrit une femelle holotype et cite deux femelles paratypes, ainsi que 7 autres spécimens moins bien conservés appartenant sans doute à la même espèce. Or, l'exemplaire dont il figure l'habitus est réputé mâle et il possède en effet des antennes à flagellomères allongés, différents de l'antenne de la femelle également figurée. Il faut remarquer que le rameau en Y représentant la basale est différent selon l'aile envisagée; sur l'aile gauche, il atteint le bord postérieur ! Les deux antennes sont bien de 11 articles, mais le dessin est tel qu'à première vue, on pourrait les croire différentes.

(2) La structure du métasoma chez *Holophleps* KOZLOV ne nous laisse aucun doute quant à sa place parmi les *Lagynodinae*.

(3) Par contre, la radiale est normale chez *Ceraphron microneurus* KIEFFER, qui est un synonyme d'*Aphanogmus abdominalis* (THOMSON) (P. DESSART, 1966 : 170).

Lagynodinae, mésonotum réduit à deux petits sclérites transverses). Ailes antérieures avec au maximum une nervure costale (costale + sous-costale fusionnées), suivie, après un petit hiatus hyalin, par un ptérostigma très gros ou au contraire réduit et linéaire (« nervures marginales et postmarginale ») d'où se détache une nervure radiale incomplète (R_1 + R_2 parfaitement fusionnées), exceptionnellement réduite ou nulle; ailes postérieures sans nervures (sinon réduites à des plis) et dépourvues de lobe anal ou vanal, avec trois hamuli, le premier généralement droit, les suivants en crochet. Formes microptères ou brachyptères assez fréquentes, surtout chez les femelles. Tibias antérieurs munis de 2 éperons apicaux. Métasoma non caréné latéralement, avec un petit pétiole; tarière émergeant de l'apex du métasoma.

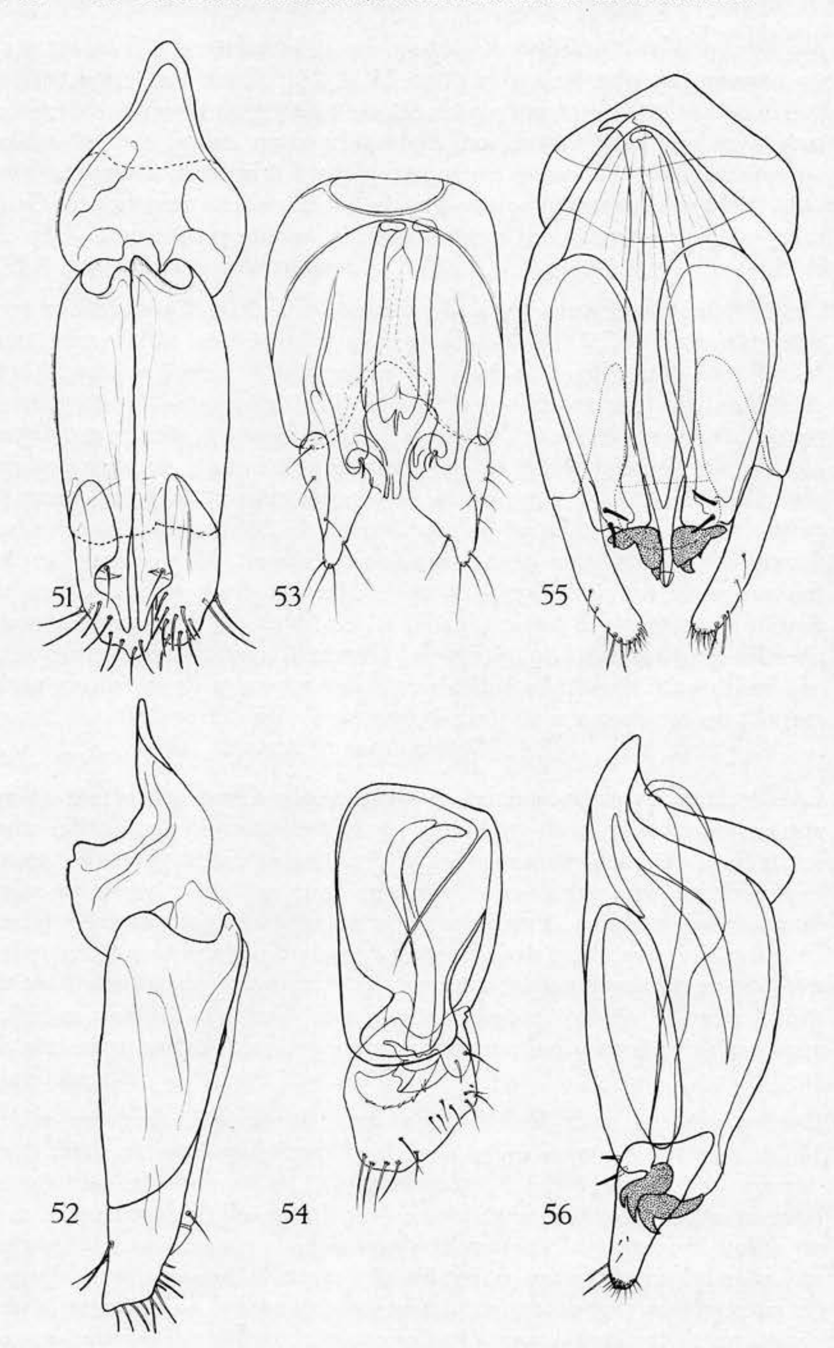
Phylogénie :

La position phylogénétique des *Ceraphronoidea* est assez problématique; le groupe n'est étroitement apparenté à aucun autre groupe de l'ancienne superfamille des *Proctotrupoidea* (sensu Auct., non MASNER, 1956) où l'avaient classé la plupart des auteurs. On ne peut guère voir d'éventuelle parenté avec les *Ichneumonoidea* ni les *Chalcidoidea* et la chose paraît tout à fait exclue pour les *Evanioidea*, les *Pelecinoidea* et les *Cynipoidea*. D'autre part, parmi les Aculéates, la superfamille des *Bethyloidea* contient certains groupes qui présentent un type de nervation alaire semblable à celui des *Ceraphronoidea;* cependant, d'autres caractères feraient exclure les *Ceraphronoidea* de cette superfamille... Le degré relativement haut de réduction morphologique ainsi que la fréquence de mœurs hyperparasitiques chez les *Ceraphronoidea* indiqueraient que ce groupe est dérivé et très ancien. Bien que ses affinités réelles avec les autres groupes restent inconnues, nous ne pouvons ranger les *Ceraphronoidea* dans aucune des superfamilles actuelles. La superfamille des *Ceraphronoidea* est unique en ce que ses représentants possèdent deux éperons apicaux aux tibias antérieurs.

Systématique :

Les *Ceraphronoidea* se subdivisent en deux familles : *Ceraphronidae* et *Megaspilidae*, cette dernière comprenant deux sous-familles : *Megaspilinae* et *Lagynodinae*, *subfam. nov.* Le tableau suivant énumère les principales différences.

1 6me tergite abdominal pourvu d'un organe de Waterston (fig. 30). Formule des éperons tibiaux : 2.1.2., tous les éperons pectinés, le grand éperon des tibias antérieurs non fourchu à l'apex (fig. 9 et 12). Antennes des femelles avec un article de moins que celles des mâles (10 et 11, ou 9 et 10 — avec la restriction émise plus haut à propos des *Neoceraphron*). Métasoma généralement assez comprimé, surtout à la face inférieure, la face antérieure étant limitée par le rebord du grand tergite (sauf exception) et celui en V du grand sternite; pétiole formé



Figures 51-56. — Genitalia mâles, face ventrale et profil, de *Ceraphronoidea*. 51, 52 : *Ceraphronidae : Ceraphron masneri* DESSART (d'après DESSART, 1963). 53, 54 : *Megaspilidae Megaspilinae : Dendrocerus (Atritomellus) fuscipes* KIEFFER (d'après DESSART, 1965). (Anneau basal non représenté). 55, 56 : *Megaspilidae Lagynodinae : Lagynodes pallidus* (BOHEMAN) (d'après DESSART, 1966).

aux dépens du 2me tergite et surtout du 2me sternite, n e formant p a s un anneau complet à l'avant (fig. 24 et 25). Chez les formes ailées, ptérostigma linéaire et nervure médiane totalement absente. Mesoscutum avec ou sans sillon longitudinal médian mais s a n s sillons « parapsidaux » (la seule exception étant *Ceraphron abnormis* PERKINS, 1910). Dépression supraclypéale toujours bien développée. Genitalia mâles : *volsellae* fusionnées avec la *lamina parameralis* (fig. 51 et 52) . . . . *Ceraphronidae* ASHMEAD, 1893.

— Organe de Waterston n o n développé (fig. 33). Formule des éperons tibiaux : 2.2.2., le grand éperon pectiné des tibias antérieurs fourchu à l'apex (fig. 8, p. ex). Antennes avec le même nombre d'articles dans les deux sexes (11, 11) (10 chez une espèce fossile connue par la femelle seulement). Métasoma plutôt déprimé, avec le grand tergite le plus souvent étréci en col et formant à l'avant un anneau complet (fig. 26 et 27), séparant la face antérieure et le grand sternite; pétiole ne paraissant formé qu'aux dépens du 2me tergite. Chez les formes ailées, ptérostigma grand, linéaire ou absent. Mésoscutum le plus souvent avec un sillon longitudinal médian et deux sillons « parapsidaux » (parfois 1, 2 ou les 3 sillons obsolètes ou totalement absents chez les femelles des *Lagynodinae*). Dépression supraclypéale développeé ou absente. Genitalia mâles : *volsellae* séparées de la *lamina parameralis* au moins par une forte échancrure (fig. 53 et 55) . . . . *Megaspilidae* ASHMEAD, 1893 . . . 2.

2 Ocelles bien développés dans les deux sexes. Chez les formes ailées, ptérostigma grand, semi-circulaire ou semi-elliptique (fig. 42-45); chez les formes microptères ou brachyptères, mésoscutum avec au moins deux sillons « parapsidaux » (presque toujours avec aussi un sillon longitudinal médian). Parfois une petite proéminence entre les tubercules antennaires. Base de la portion dorsale du grand tergite cannelée, avec de nombreuses petites carènes (très rarement absentes); base du grand sternite s a n s apophyses internes. Genitalia mâles : *volsellae* séparées de la *lamina parameralis* par une profonde échancrure (fig. 53 et 54) . . . . *Megaspilinae*.

— Ocelles absents chez les femelles, bien développés chez les mâles. Mâles presque toujours ailés, avec le ptérostigma linéaire (réduit ou disparu chez *Holophleps* KOZLOV, fig. 48), mais nervure médiane se laissant encore deviner sous forme de pli (fig. 47); mésoscutum avec un sillon longitudinal médian et des sillons « parapsidaux » (parfois très réduits et visibles seulement tout à l'avant du mésoscutum). Femelles microptères (apparemment aptères chez l'espèce européenne la plus commune), avec le mésosoma profondément modifié : prothorax grand, mésonotum réduit à deux petits sclérites tranverses, s a n s sillons. Carène verticale ou épine (parfois peu developpée chez les très petites formes) entre la base des tubercules antennaires. Base de la portion dorsale du grand tergite avec seulement trois carènes, étroites et sub-

égales chez les mâles, la médiane beaucoup plus large chez les femelles; grand sternite avec deux carènes latérales vers l'avant, flanquées chacune d'une petite fossette, orifice d'une apophyse interne plus ou moins longue (fig. 38 et 39). Genitalia mâles : *volsellae* en plaques plus ou moins elliptiques, paraissant indépendantes de la *lamina parameralis* . . . . *Lagynodinae* subfam. nov.

LISTE DES TAXA MENTIONNES DANS LE TEXTE.

Aculéates; † *Allocotydus bruesi* MUESEBECK; *Anteon* JURINE; *Aphanogmus* THOMSON; *Aphanogmus abdominalis* (THOMSON); *Aphanogmus microneurus* KIEFFER; *Aphelopus* DALMAN; *Aphelopus* sp.; Apocrites; *Atritomellus* KIEFFER; *Atritomus* FÖRSTER; *Belyta* JURINE; *Belytini* in THOMSON; *Bethyloidea* HANDLIRSCH; *Bethylus* LATREILLE; *Calliceras* NEES; *Calliceras dictynna* WATERSTON; *Calliceras sulcata* NEES; *Calliceratidae* KIEFFER; *Calliceratinae* KIEFFER; *Ceraphron* JURINE; *Ceraphron* sensu NEES; *Ceraphron abnormis* PERKINS; *Ceraphron conjunctus* KIEFFER; *Ceraphron cornutus* JURINE; *Ceraphron macroneurus* ASHMEAD; *Ceraphron masneri* DESSART; *Ceraphron microneurus* KIEFFER; *Ceraphron* sp.; *Ceraphron sulcatus* JURINE; *Ceraphronidae* [HALIDAY, in] MARSHALL; *Ceraphroninae* in ASHMEAD; *Ceraphronini* in ASHMEAD; *Ceraphronoidae* in FÖRSTER; *Ceraphronoidea* MASNER, *Ceraphrontidae* in DAHLBOM; *Ceraphrontides* in WESTWOOD; *Ceraphrontinae* AUCT.; *Ceraphrontes* HALIDAY; *Chalcidiae* in FÖRSTER; *Chalcidoidea* ASHMEAD; *Cinetus* JURINE; *Codrini* NEES; *Codrus* JURINE; *Conostigmus* DAHLBOM; *Conostigmus* sp.; † *Conostigmus succinalis* BRUES; *Cynipoidea* ASHMEAD; *Dendrocerus* RATZEBURG; *Dendrocerus (Atritomellus) fuscipes* KIEFFER; *Diapria* LATREILLE; *Diapriini* in THOMSON; *Dichogmus* THOMSON; *Dryinidae* HALIDAY in WALKER; *Dryinus* LATREILLE; *Ecitonetes* BRUES; *Ecnomothorax* DESSART & MASNER; *Eucharis* LATREILLE; *Eumegaspilus* ASHMEAD; *Euphorus* NEES; *Evanioidea* sensu UCHIDA; *Formicoidea* ASHMEAD; *Habropelte* THOMSON; *Hadroceras* FÖRSTER; *Helorus* LATREILLE; *Heterolepis* NEES; *Holophleps* KOZLOV; *Holophleps brevigena* KOZLOV; *Ichneumonoidea* KONOW; *Iphitrachelus* WALKER; *Lagynodes* FÖRSTER; *Lagynodes acuticornis* KIEFFER; *Lagynodes electriphilus* BRUES; *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN); *Lagynodes pallidus* (BOHEMAN) var. *vulgaris* KIEFFER; *Lagynodes primordialis* BRUES; *Lagynodinae*, subfam. nov.; *Lygocerus* FÖRSTER; † *Lygocerus (?) dubitatus* BRUES; *Megaspilidae* in RODENDORF; *Megaspilinae* ASHMEAD; *Megaspilini* ASHMEAD; *Megaspilus* WESTWOOD; *Megaspilus dux* (CURTIS); *Megaspilus validicornis* (THOMSON); *Microps* HALIDAY, *Neoceraphron* ASHMEAD; *Neoceraphron clavatellus* SZELÉNYI; *Neoceraphron macroneurus* (ASHMEAD); *Neoceraphron megacephala* RISBEC; *Neoceraphron neglectus* SZELÉNYI; *Oxyuri* HALIDAY; *Pelecinoidea* HANDLIRSCH; *Platygaster* LATREILLE; *Platygasteridae* CRESSON; *Polyplanus* NEES; *Proctotrupidae* LATREILLE; *Proctotrupii* LATREILLE; *Proctotrupes* LATREILLE;

Proctotrupoidea ASHMEAD; *Proctotrypidae* in ASHMEAD; *Prosacantha* NEES; *Pteromalini Ambulatori* NEES; *Scelio* LATREILLE; *Scelionidae* CRESSON; *Spalangia* LATREILLE; *Sparasion* LATREILLE; *Synarsis* FÖRSTER; *Teleas* LATREILLE; *Thliboneura* THOMSON; *Trichosteresis* FÖRSTER; *Trichosteresis* sp.

SUMMARY

New characters (tibial spur formula, Waterston's organ and structure of the metasoma) are used to shore the validity of the superfamily *Ceraphronoidea* MASNER, 1956, and to justify its subdivision in families and subfamilies. Characters like antennae, wing venation and ocelli are discussed too. The superfamily is divided in two families : *Ceraphronidae* and *Megaspilidae*, the latter in two subfamilies : *Megaspilinae* and *Lagynodinae*, subfam. nov. The discussion is summarized in a key.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

ASHMEAD, W. H.

1887. *Studies on the North American Proctotrupidae, with Descriptions of New Species from Florida. (Part I.).* (Entomologica americana, 3 : 73-76, 97-100, 117-119.)

1893. *A Monograph of the North American Proctotrypidae.* (Bull. U. S. nat. Mus., 45 : 1-472, 2 figs., 18 pls., 5 pp. réfs.)

1903. *Classification of the pointed-tailed wasps, or the superfamily Proctotrypoidea.-II.* (J. New York ent. Soc., 11 : 28-35.)

BRUES, C. Th.

1902. *New and little-known guests of the Texan legionary ants.* (Amer. Naturalist, 36 : 365-378, 7 figs.)

1937. *Superfamilies Ichneumonoidea, Serphoidea, and Chalcidoidea :* pp. 27-44, in CARPENTER, F. M. & Allii : *Insects and Arachnids from Canadian Amber.* (Univ. Toronto Studies, Geol. Ser., 40 : 7-62, 12 figs., réfs.)

1940. *Calliceratidae in Baltic Amber.* (Proc. Amer. Acad. Arts & Sci., 73 : 265-269, 5 figs., 1 réf.)

DAHLBOM, A. G.

1858. *Svenska Små-Ichneumonernas familjer och slägten.* (Öfv. K. Vet.-Akad. Förh. 1857, 14 : 289-298.)

DALMAN, J. W.

1823. *Analecta Entomologica.* (Holmiae, Lindh, vii + 104 pp., 4 pls.)

DESSART, P.

1962. *Contribution à l'étude des Hyménoptères Proctotrupoidea (I). Notes sur quelques Ceraphronidae africains et tableau dichotomique des genres.* (Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belgique, 98/17 : 291-311, 9 figs., 16 réfs.)

1963. *Contribution à l'étude des Hyménoptères Proctotrupoidea (II). Révision des Aphanogmus (Ceraphronidae) décrits par C. G. THOMSON.* (Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belgique, 99/27 : 387-416, 45 figs., 23 réfs.)

1965a. *Contribution à l'étude des Hyménoptères Proctotrupoidea (VI). Les Ceraphroninae et quelques Megaspilinae (Ceraphronidae) du Musée civique d'Histoire naturelle de Gênes.* (Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belgique, 101/9 : 105-192, 85 figs., 40 réfs.)

1965b. Voir DESSART, P. et MASNER, L.
1966. *Contribution à l'étude des Hyménoptères Proctotrupoidea (X). Révision des genres Lagynodes* FÖRSTER, *1840, et Plastomicrops* KIEFFER, *1906 (Ceraphronidae).* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, 42/18 : 1-85, 68 réfs., 75 figs.)

DESSART, P. et MASNER, L.

1965. *Contribution à l'étude des Hyménoptères Proctotrupoidea (VII). Ecnomothorax, genre nouveau de Ceraphronidae Megaspilinae.* (Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belgique, 101/15 : 275-288, 25 figs., 14 réfs.)

FÖRSTER, A.

1840. *Beiträge zur Monographie der Pteromalinen* NEES. (Aachen, Progr. Höh. Bürg.-Prov.-Gewerbschule, 1840, non consulté; [2e éd.] Aachen, 1841, 1-46, 1 pl.)
1856. *Hymenopterologische Studien. II. Heft. Chalcidiae und Proctotrupii.* (Aachen, 1-152.)

HALIDAY, A. H.

1833. *An Essay on the Classification of the Parasitic Hymenoptera of Britain, which correspond with the Ichneumones minuti of Linnaeus.* (Ent. Mag., 1 : 259-276.)
1839. *Hymenoptera Britannica. Alysia. Fasciculus alter. Hymenopterorum Synopsis* (London, i-iv.)

JURINE. L.

1807. *Nouvelle méthode de classer les Hyménoptères et les Diptères. Avec figures. Hyménoptères.* (Tome premier [seul paru], Genève, [Paris], 1-319, 14 pls.)

HELLÉN, W.

1965. *Månadsmöte — 16.IX.1964 — Kuukausikokous.* (Notulae ent., 45/3 : 97.)
1966. *Die Ceraphroniden Finnlands (Hymenoptera : Proctotrupoidea).* (Fauna fennica, 20 : 1-45, 1 carte, 1 fig.)

HEMMING, F.

1946. *Opinion 174. On the status of the names Ceraphon Panzer, [1805], and Ceraphon Jurine, 1807 (Class Insecta, Order Hymenoptera).* (Opin. Decl. intern. Comm. zool Nomencl., 2/44 : 495-505.)

KIEFFER, J.-J.

1906. *Description de nouveaux Hyménoptères.* (Ann. Soc. sci. Bruxelles, Mém., 1905-1906, 30 : 113-178, 19 figs.)
1907. *4e sous-famille. Ceraphroninae,* in ANDRÉ, E. : *Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie.* (10 : 5-261, pls. 1-8.)
1909. *Hymenoptera. Fam. Ceraphronidae.* (Gen. Ins., 94 : 1-27, 2 pls.)
1914a. (juillet). *Hymenoptera Proctotrupoidea. Bethylidae.* (Das Tierreich, 41 : i-xxv, 1-195, 205 figs., 6 pp. réfs.)
1914b. (octobre). *Hymenoptera Proctotrupoidea. Serphidae (= Proctotrupidae) et Calliceratidae (= Ceraphronidae).* (Das Tierreich, 42 : i-xvii, 1-254, 103 figs., 5 pp. réfs.)

LATREILLE, P. A.

1809. *Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata.* (Parisiis et Argentorati, 4 : 1-399.)
1825. *Familles naturelles du règne animal; exposées succinctement et dans un ordre analytique, avec l'indication de leurs genres.* (Paris, 1-570.)

MASNER, L.

1956. *First preliminary report on the occurrence of genera of the group Proctotrupoidea (Hym.) in Čsr. (First part — Family Scelionidae).* (Acta faun. ent. Mus. nat. Pragae, 1 : 99-126, 23 réfs.)
1957a. *Remarks to the genus Iphitrachelus* WALKER, *1835 (Hym. Scelionidae).* (Acta Soc. ent. Čsl., 54 : 56-61, 8 figs., 8 réfs.)

1957b. *Bemerkungen zur Gattung Elysoceraphron Szel. (Hym., Ceraphronoidea).* (Nachrichtenblatt Bayer. Ent., 6 : 81-84, 6 réfs.)

1964. *A comparison of some nearctic and palearctic genera of Proctotrupoidea (Hymenoptera) with revisional notes.* (Acta Soc. ent. cechosl., 61/2 : 123-155, 8 figs., 47 réfs.)

1965a. Voir DESSART, P. et MASNER, L.

1965b. *The Types of the Proctotrupoidea (Hymenoptera) in the British Museum (Natural History) and in the Hope Department of Entomology, Oxford.* [Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent., Suppl., 1 : 1-154, ind.]

MICHENER, C. D.

1944. *Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera).* (Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 82 : 157-326, 246 figs., 8 pp. refs.)

MUESEBECK, C. F. W.

1963. *A new Ceraphronid from Cretaceous Amber (Hymenoptera : Proctotrupoidea).* (J. Paleontol., 37/1 : 129, 130, figs. 1a, lb, pl. 17, fig. 4.)

NEES ab ESENBECK, Ch. G.

Hymenopterorum Ichneumonibus affinium Monographiae, genera europaea et species illustrantes. (Stuttgartiae et Tubingae, 2 : 1-448.)

OGLOBLIN, A. A.

1944. *Two new species of Proctotrupoidea from Iowa (Hymenoptera).* (Proc. ent. Soc. Washington, 46 : 155-158, pl. 11, figs. 1-8.)

PERKINS, R. C. L.

1910. *Supplement by R. C. L. Perkins to Hymenoptera Previously treated in Vol. I.* (Fauna Hawaiiensis, 2 : 600-686.)

RICHARDS, O. W.

1956a. (25 sept.) *An interpretation of the ventral region of the hymenopterous thorax.* (Proc. R. ent. Soc. London, A, 31/7-9 : 99-104, 7 figs., 9 réfs.)

1956b. (31 déc.) *Hymenoptera. Introduction and keys to families.* (Handbook for Identification of British Insects, 6/1 : 1-94, 197 + 22 figs., 3 pp. réfs.)

RISBEC, J.

1958. *Contribution à la connaissance des Hyménoptères Chalcidoïdes et Proctotrupoïdes de l'Afrique noire.* (Ann. Mus. R. Congo belge, 8°, 64 : 1-139, 22 figs.)

RODENDORF, B. B.

1962. *[Osnovi paleontologii. Spravotshnik dlja paleontologov i geologov SSSR. Tshlenistonogie traheinie i Helitserovie]. [Eléments de paléontologie. Aide-mémoire pour les paléontologistes et les géologues. Arthropodes, Trachéates et Chélicérates].* (Moscou, 1-560, 1535 figs., 22 pls., réfs.)

SZELÉNYI, G. von.

1936. *Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Calliceratiden (Hym. Proct.).* (Ann. Mus. nat. hungar., Zool., 30 : 50-66, 17 figs., 3 réfs.)

1938. *Zwei neue Arten der Gattung Neoceraphron Ashm. 1887* [err. pro 1893] *aus der palaearktischen Fauna. (Hym. Proctotr.).* (Folia ent. hungar., 3 : 109-112, 4 figs.)

THOMSON, C. G.

1858a. *Skandinaviens Proctotruper. II. Tribus. Belytini.* (Öfv. K. Vet.-Akad. Förh., 15 : 155-180.)

1858b. *Sveriges Proctotruper. « Tredje Gruppen Ceraphronini.* (Öfv. K. Vet.-Akad. Förh., 15 : 287-305.)

1858c. *Sverges* [sic] *Proctotruper. « IV. Tribus Diapriini. Tribus V. Ismarini. Tribus VI. Helorini.* (Öfv. K. Vet.-Akad. Förh., 15 : 359-380.)

WATERSTON, J.

1923. *Notes on parasitic Hymenoptera.* (Bull. ent. Res., 14 : 103-118, 8 figs.)

WESTWOOD, J. O.

1829. in STEPHENS, J. F. : *The Nomenclature of British Insects being a Compendious List of such Species as are contained in the Systematic Catalogue of British Insects.* (London, 68 colonnes.)

1840. *Synopsis of the British Insects,* pp. 1-158, in : *An introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families.* (London, 2 : 1-11, 1-588, 1-158.)

ACADÉMIE DES SCIENCES DE TCHÉCOSLOVAQUIE,
INSTITUT D'ENTOMOLOGIE
ET
INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE,
SECTION D'ENTOMOLOGIE.

Abréviations utilisées dans les illustrations.

cV carène en V du grand sternite (3e sternite abdominal) des *Ceraphronidae* s. str.

S_2 - S_8 Sternites abdominaux 2 à 8.

T_1 - T_9 Tergites abdominaux 1 à 9.